PARASITOLOGIA GENERAL

THOMAS C. CHENG

Capítulo 16: Introducción a los asquelmintos parásitos Nematomorpha.

EDITORIAL AC

16

Introducción a los asquelmintos parásitos Nematomorpha — Los gordiáceos Rotifera — Los rotíferos

El filum Aschelminthes comprende un gran número de animales pseudocelomados y con simetría bilateral. Estos organismos no segmentados tienen aspecto vermiforme y están rodeados por una cutícula acelular. Poseen un aparato digestivo completo. Las clases incluidas en los Aschelminthes son: Rotifera, Gastrotricha, Kinorhyncha, Priapulida*, Nematomorpha y Nematoda. De ellas, sólo ciertas especies de Nematoda son realmente parásitas; además, las larvas de Nematomorpha son parásitas de artrópodos; por último, algunos rotíferos marinos adultos son simbióticos, posiblemente parásitos.

Los asquelmintos parásitos, especialmente los nematodos (los áscaris), ofrecen un gran interés para los biólogos, ya que no sólo se encuentran con frecuencia y abundancia como endoparásitos de un gran número de hospedadores, tanto vertebrados como invertebrados, sino que algunos tienen una considerable repercusión en la salud del hombre y de los animales. Además, ciertos nematodos habitantes del suelo causan graves daños económicos en la agricultura, ya que, con frecuencia, parasitan plantas que son utilizadas por el hombre. Tal es el caso del nematodo *Heterodera schachcii*, que se localiza en la remolacha azucarera. En la mayoría de las especies que parasitan vegetales, los huevos son depositados en las raíces de la planta hospedadora o en el suelo. Cuando estos huevos eclosionan, los gusanos jóvenes se encuentran ya en el interior de las células de la planta, o penetran en seguida a través de sus raíces. Estas larvas ingieren activamente tejidos de la planta, dando lugar a la aparición de agallas o de protuberancias en las raíces. En algunos casos, la destrucción de los tejidos de la planta es tan grave que origina la muerte de la misma. Horne (1961) ha contribuido al tema con un volumen sobre los nematodos de vegetales y Zuckerman y col. (1971) han editado dos volúmenes en los que se recogen varios aspectos de la biología de los nematodos parásitos de plantas.

COMPOSICION QUIMICA DE LOS ASQUELMINTOS

La composición química de los asquelmintos sólo se ha investigado en ciertas especies de nematodos.

* Aunque los priapúlidos se consideran normalmente como un grupo de asquelmintos pseudocelomados, Shapeero (1961. *Science* 133, 879-880) estima que este pequeño grupo es eucelomado y distinto, por tanto, de los asquelmintos.

Tabla 16.1. *Aminoácidos aislados en distintos tejidos de* A. lumbricoides *adultos*[a]

AMINOACIDO	CUERPO	OVARIO, ACIDOS LIBRES	OVARIO, PROTEINAS ACIDAS	LIQUIDO PERIENTERICO	LARVAS	CUBIERTA PROTEICA DEL HUEVO	CUBIERTA MEDIA DEL HUEVO	MEMBRANA VITELINA DEL HUEVO	ADULTO, CUTICULA
Alanina	×	×	×	×	×				×
Glicocola	×	×	×	×	×	×	×		×
Valina	×	×	×	×	×	×			×
Leucina	×	×	×	×	×	×		×	×
Isoleucina	×				×	×		×	×
Prolina	×	×	×	×	×	×	×	×	×
Fenil-alanina	×	×	×	×	×	×		×	×
Tirosina	×	×	×	×	×	×	×	×	×
Serina	×	×	×	×	×	×	×		×
Treonina		×	×	×	×	×			×
Cistina					×	×	×	×	×
Cisteína		×	×						
Metionina				×	×	×			×
Arginina	×			×	×		×	×	×
Lisina	×	×	×	×	×	×			×
Histidina	×	×	×	×	×	×			×
Acido aspártico	×	×	×	×	×	×	×	×	×
Acido glutámico	×	×	×	×	×	×			×
Hidroxiprolina									×
Triptófano		×	×	×	×	×		×	
Asparagina		×							
Glutamina		×		×					

[a] Datos recopilados por von Brand, 1966.

Proteínas. En *Ascaris lumbricoides*, un parásito intestinal del hombre y de otros animales, las proteínas constituyen el 48-57 por 100 del peso seco del cuerpo. Flury (1912) ha encontrado peptonas, albúminas, globulinas, albumosas y bases púricas en las fracciones proteicas aisladas del cuerpo de *A. lumbricoides.* De forma similar, Boubouy (1910) ha aislado albúminas, albumosas, bases púricas y mucílagos en el cuerpo de *Strongylus equinus*, un nematodo parásito en el ciego de caballos. Dando un paso más, numerosos investigadores (Yoshimura, 1930; Pollak y Fairbairn, 1955; Watson y Silvester, 1958; Jaskoski, 1962; y otros) han aislado e identificado los aminoácidos combinados presentes en *A. lumbricoides* (Tabla 16.1). Se sospecha que la mayoría de los nematodos intestinales tienen un espectro de aminoácidos similar en sus fracciones proteicas.

La determinación de las proteínas y sus fracciones en nematodos no sólo ofrece interés desde un punto de vista bioquímico, sino también desde un punto de vista inmunológico, ya que estos endoparásitos son antigénicos y ya se sabe el importante cometido como antígenos de las moléculas proteináceas (pág. 95).

No todas las proteínas de los nematodos se presentan como tales; muchas de ellas están conjugadas con otros tipos de moléculas, especialmente hidratos de carbono. Por ejemplo, Kent (1963) ha comunicado el aislamiento de cinco fracciones proteicas en *Ascaris lumbricoides*, de las que sólo una carece de carbohidratos y es sólo débilmente antigénica. El resto contienen entre un 14 y un 76,5 por 100 de hidratos de carbono y son muy antigénicas.

Es interesante destacar que la determinación de las concentraciones de proteína en los parásitos se lleva a cabo multiplicando la cantidad de nitrógeno obtenido por 6,25 u otros factores convencionales. Este método parece ser bastante fiable en el caso de los nematodos, aunque no así en el de los cestodos debido a las grandes cantidades de nitrógeno no proteico que poseen.

No todas las proteínas se encuentran en el soma de los nematodos, sino que una parte considerable se localiza en el líquido pseudocelómico (o perientérico). Este líquido fue sometido a separación por electroforesis (Benedictov, 1962) y el resultado, en cierto modo sorprendente, es que en el líquido pseudocelómico se halla una aparente fracción albuminoidea que constituye un 50 por 100 de las proteínas totales, así como pequeñas cantidades de α- y β-globulinas. Algo que parece γ-globulina supone el 31,7 por 100 de este fluido.

Entre las moléculas proteináceas es interesante destacar que la hemoglobina ha sido detectada en algunos nematodos. En *Ascaris*, por ejemplo, se han identificado dos tipos de hemoglobina, uno en el líquido pseudocelómico y otro en la pared del cuerpo. La posible función de estos compuestos se comenta más adelante (pág. 679).

Sería lógico esperar, y así es, la presencia en nematodos de proteínas en forma de enzimas, de hormonas neurosecretoras y de otras moléculas metabólicas. Para una detallada revisión de la composición proteica de los nematodos y de otros parásitos véase von Brand (1966).

Tabla 16.2. *Contenido en glucógeno de los nematodos y su relación con el hábitat y con la disponibilidad de oxígeno*[a]

ESPECIES	GLUCOGENO PESO FRESCO (%)	GLUCOGENO PESO SECO (%)	HABITAT	EFICACIA DE LA PRESENCIA DE CANTIDADES SIGNIFICATIVAS DE OXIGENO
Strongylus vulgaris	3,5		Intestino	?
Ancylostoma caninum	1,6		Intestino	Sí
Ascaridia galli	3,6-4,7		Intestino	?
Parascaris equorum	2,1, 3,8	10,23	Intestino	No
Ascaris lumbricoides	5,3-8,7	24	Intestino	No
Dirofilaria immitis	1,9	10	Corazón	Sí
Litomosoides carinii	0,8	5	Cavidad pleural	Sí
Dipetalonema gracilis	0,2		Cavidad abdominal	Sí
Trichinella spiralis (larvas)	2,4		Músculo	Moderado
Eustrongylides ignotus (larvas)	6,9	28	Varios órganos	Sí

[a] Datos de varios autores.

Hidratos de carbono. Los hidratos de carbono de los nematodos aparecen en forma de nutrientes almacenados, principalmente glucógeno, y de azúcares sencillos que se encuentran en los líquidos del cuerpo. Fauré-Fremiet (1913) ha estimado que la glucosa representa el 0,15 por 100 del peso fresco del líquido del cuerpo de *Parascaris*, y Rogers (1945) el 0,22 por 100 en *Ascaris*. Se ha estudiado el contenido de glucógeno en un gran número de nematodos. La Tabla 16.2 recoge los porcentajes de glucógeno encontrados en varias especies representativas.

La localización del glucógeno en *Parascaris equorum* ha sido estudiada por Toryu (1933) (Tabla 16.3), quien ha estimado que en los gusanos machos el 4,9 por 100 del peso fresco y el 96 por 100 del glucógeno total del cuerpo se encuentran en la pared del mismo; en las hembras, el 5,8 por 100 del peso fresco y el 66 por 100 del glucógeno total del cuerpo se localizan en la pared. Tanto en machos como en hembras, el 0,6 por 100 del peso fresco y el 9 por 100 del glucógeno total se sitúan en la pared intestinal.

Los órganos reproductores masculinos y femeninos también contienen glucógeno. En los tejidos ováricos el glucógeno se encuentra principalmente en las oogonias. No hay (o es muy escaso) glucógeno en los oocitos, y también escasea en los huevos maduros. El glucógeno total en huevos y ovarios de *Parascaris equorum* supone un 6.5 por 100 del peso fresco del cuerpo y el 23 por 100 del glucógeno total. En el tejido testicular las cantidades de glucógeno encontradas representan el 0,5 por 100 del peso fresco del cuerpo y el 2 por 100 del glucógeno total.

Como regla general, los parásitos que viven en

Tabla 16.3. *Distribución y contenido de glucógeno de* Parascaris equorum[a,b]

SEXO	PARED DEL CUERPO A	PARED DEL CUERPO B	INTESTINO A	INTESTINO B	UTERO A	UTERO B	OVARIOS Y HUEVOS A	OVARIOS Y HUEVOS B	SISTEMA REPRODUCTOR MASCULINO A	SISTEMA REPRODUCTOR MASCULINO B
Macho	4,9	96	0,6	2	—	—	—	—	0,5	2
Hembra	5,8	66	0,6	2	1,6	9	0,5	23	—	—

[a] Datos de Toryu (1933).
[b] A, porcentaje de sustancia fresca; B, porcentaje de glucógeno total.

Tabla 16.4. *Contenido de glucosa y trehalosa en algunos nematodos*[a]

ESPECIES	% DE GLUCOSA EN TEJIDOS SOLIDOS	% DE TREHALOSA EN TEJIDOS SOLIDOS
Ascaridia galli	0,78	0,38
Ascaris lumbricoides, líquido perientérico	0,07	4,0
Heterakis gallinae	0,43	0,10
Litosomoides carinii	0,01	0,06
Porrocaecum decipiens, larva	0,16	2,18
Trichinella spiralis, larva	0,04	1,76
Trichuris ovis	0,09	0,48
Uncinaria stenocephala	0,77	0,91

[a] Datos de Fairbairn, 1958.

hábitats poco oxigenados o con deficiencias periódicas de oxígeno, como son el estómago y el intestino delgado, contienen más glucógeno. Esto puede explicarse por el hecho de que los hidratos de carbono se metabolizan mucho más eficazmente en condiciones anaerobias.

Además de los azúcares encontrados en los líquidos del cuerpo y el glucógeno almacenado, se han detectado otros hidratos de carbono. Por ejemplo, la cáscara del huevo de los nematodos posee polisacáridos, y tanto la glucosa como la trehalosa se han encontrado en numerosos nematodos (Tabla 16.4).

Grasas. Las grasas forman parte del cuerpo de los nematodos. En *Ascaris lumbricoides*, por ejemplo, los lípidos constituyen el 1,1-1,8 por 100 del peso fresco del cuerpo y el 10,9 por 100 del peso seco. En las larvas de *Eustrongylides ignotus*, von Brand (1938) ha estimado que los lípidos representan el 1,1 por 100 del peso fresco del cuerpo y el 4,4 por 100 del peso seco. El contenido graso de las larvas de anquilostomas es un buen indicio de la edad fisiológica del espécimen, ya que el grado de actividad corre paralelo a la cantidad de grasa que contiene. De hecho, las larvas de anquilostomas cuyo contenido graso está agotado dejan de ser infectivas.

Los lugares de acumulación de grasas más importantes en los nematodos son las partes engrosadas de la pared muscular del cuerpo. Además, la subcutícula, las células intestinales, las células de los sistemas reproductores (especialmente los oocitos, oogonias y óvulos) y los ganglios nerviosos también contienen lípidos. Timm (1950) ha constatado que la membrana

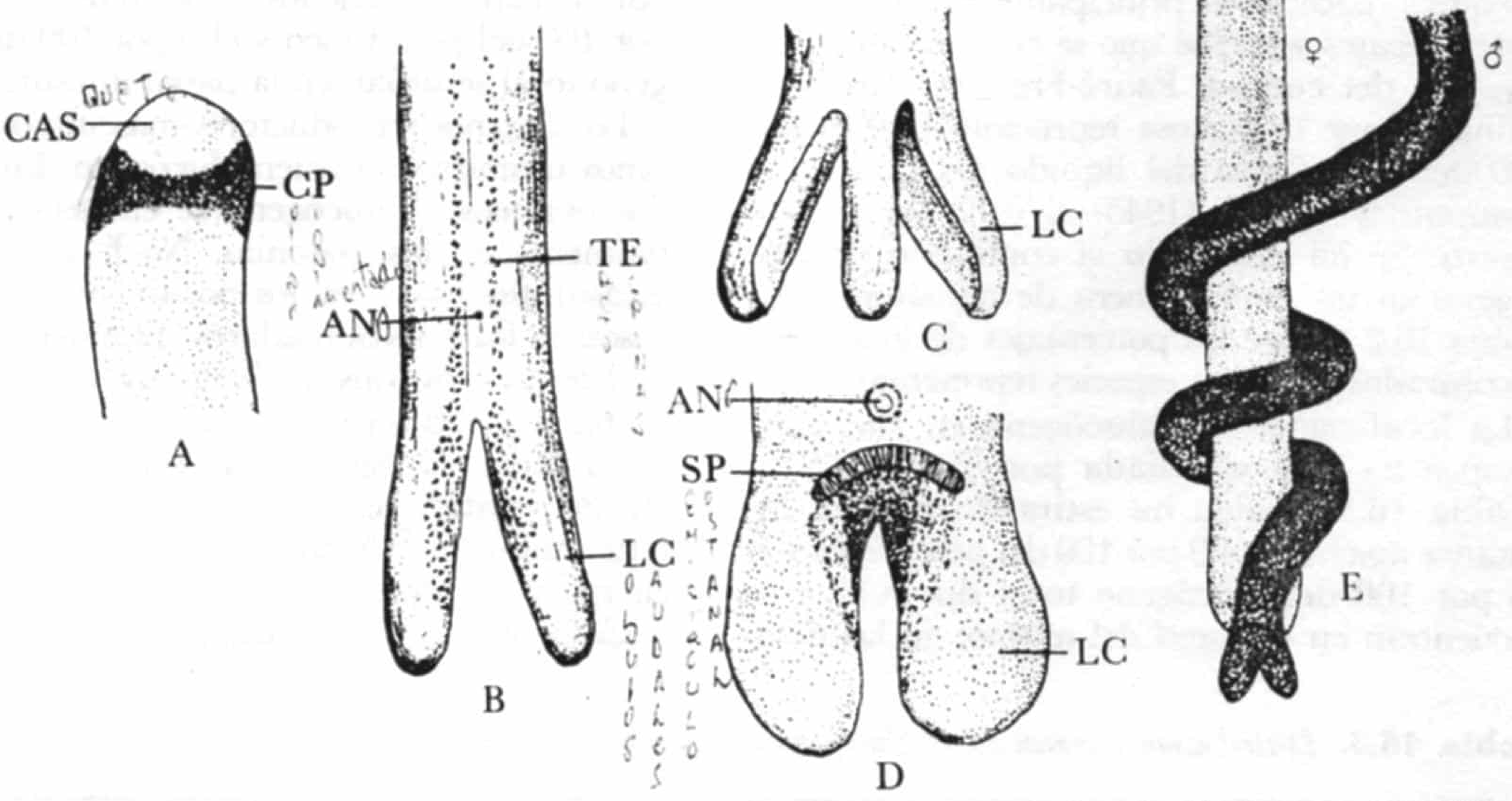


Fig. 16.1. Morfología externa de los nematomorfos. A. Extremo anterior de *Gordius* que muestra el casquete y el collar pigmentado. (Copiado de Heinze, 1937.) **B.** Extremo posterior del macho de *Paragordius*. (Copiado de May, 1919.) **C.** Extremo posterior de la hembra de *Paragordius*. (Copiado de Montgomery, 1898.) **D.** Extremo posterior del macho de *Gordius*. (Copiado de Heinze, 1937.) **E.** Macho de *Gordius robustus* enrollado alrededor del extremo posterior de la hembra durante la cópula. (Copiado de May, 1919.) AN, ano; CAS, casquete; LC, lóbulos caudales; SP, semicírculo postanal; CP, collar pigmentado; TE, tracto de espinas.

vitelina de los huevos de los nematodos contiene palmitato de miricilo, que es de naturaleza lipídica.

Las fracciones lipídicas de los nematodos, según los estudios de Flury (1912) y Schulz y Becker (1933), son: 6,6 por 100 de fosfátidos, 24,7-26 por 100 de material insaponificable, 30,9 por 100 de ácidos grasos saturados, 34,1 por 100 de ácidos grasos no saturados y 2,4-8,8 por 100 de glicerina.

Es de destacar que existen notables diferencias entre las distintas especies respecto al tiempo en que las reservas grasas permanecen detectables. En huevos embrionados de *Ascaris*, durante los dos primeros años sólo tiene lugar una pequeña reducción de las grasas almacenadas, y al cabo de cuatro años han desaparecido totalmente (Münnich, 1958, 1965), pero en los huevos de *Ascaridia galli* casi todas las reservas se agotan en un plazo de diez meses (Elliott, 1954). Engelbrecht y Palm (1964) han emitido la teoría de que los estados larvarios de vida corta, como son los miracidios, cercarias, oncosferas, coracidios y larvas de la lombriz de los niños, *Enterobius vermicularis*, dependen principalmente del glucógeno almacenado como fuente de energía, pero aquellos estados larvarios duraderos, como las larvas de los ascáridos, almacenan y utilizan lípidos, principalmente.

Para una revisión de la composición lipídica de los nematodos y de otros endoparásitos véase von Brand (1966).

Sustancias inorgánicas. Además de las proteínas, hidratos de carbono, lípidos, y sus combinaciones, se pueden encontrar en los nematodos ciertas sustancias inorgánicas. Weiland (1901) y Flury (1912) han constatado que estas sustancias inorgánicas representan el 0,70-0,78 por 100 del peso fresco del cuerpo y el 4-5,1 por 100 del peso seco de *Ascaris lumbricoides*. Rogers (1945) ha informado que el líquido corporal de *A. lumbricoides* contiene trazas de potasio, magnesio, sodio, hierro, cobre, cinc, cloro y fósforo. De todos ellos, el fósforo es el más abundante, seguido por el cloro. La monografía de von Brand (1966) debe ser consultada por todos aquellos que estén interesados en los elementos y compuestos inorgánicos presentes en los endoparásitos.

CLASE NEMATOMORPHA

Los gusanos nematomorfos, llamados también gusanos gordiáceos, son animales de cuerpo alargado, fino y cilíndrico. La superficie del cuerpo está cubierta por una fina capa, la cutícula, que tiene una textura rugosa. Los sexos están separados y carecen de cordones laterales, que son porciones engrosadas longitudinales de la pared del cuerpo, y de sistema excretor. Los adultos tienen un tracto digestivo recto con los extremos anterior y posterior degenerados y, por tanto, no funcional.

MORFOLOGIA

Normalmente, los nematomorfos adultos alcanzan una longitud de 0,5-1 m, y un diámetro de hasta 3 mm. Existe dimorfismo sexual. Los machos son más cortos que las hembras y su extremo posterior está enrollado ventralmente, como en los machos de los nematodos. El color de los especímenes vivos varía del amarillo al marrón oscuro.

A diferencia de los nematodos, el cuerpo de los nematomorfos no está afilado en los extremos; ambos extremos son más bien romos y redondeados. El extremo anterior del cuerpo (denominado casquete) no está pigmentado y se separa del resto del cuerpo mediante un collar pigmentado (Fig. 16.1). La boca está localizada en dicho casquete y se dispone terminal o ventralmente. El extremo posterior del cuerpo se bifurca en dos o tres lóbulos, dependiendo del sexo y del género, y la apertura cloacal se dispone entre los lóbulos o anteroventralmente a estos (Fig. 16.1).

La cutícula de muchos nematomorfos es rugosa. Esta rugosidad se debe a unas placas redondeadas o poligonales (las areolas) que se disponen en su superficie (Fig. 16.2). En algunas especies, las areolas pueden proyectarse como papilas cónicas que poseen cerdas (Fig. 16.2), mientras que en otras tienen pequeños poros. Los espacios interareolares pueden tener cerdas, pequeñas proyecciones o poros, según la especie. La función de las areolas sigue siendo desconocida, aunque se sospecha que tienen naturaleza sensorial. Son espesamientos de la cutícula.

Tejidos del cuerpo. Cuando se observa con microscopio óptico un corte transversal de la pared del cuerpo, se aprecian tres grandes capas:

1. La capa cuticular externa, compuesta por un estrato externo homogéneo y delgado y por

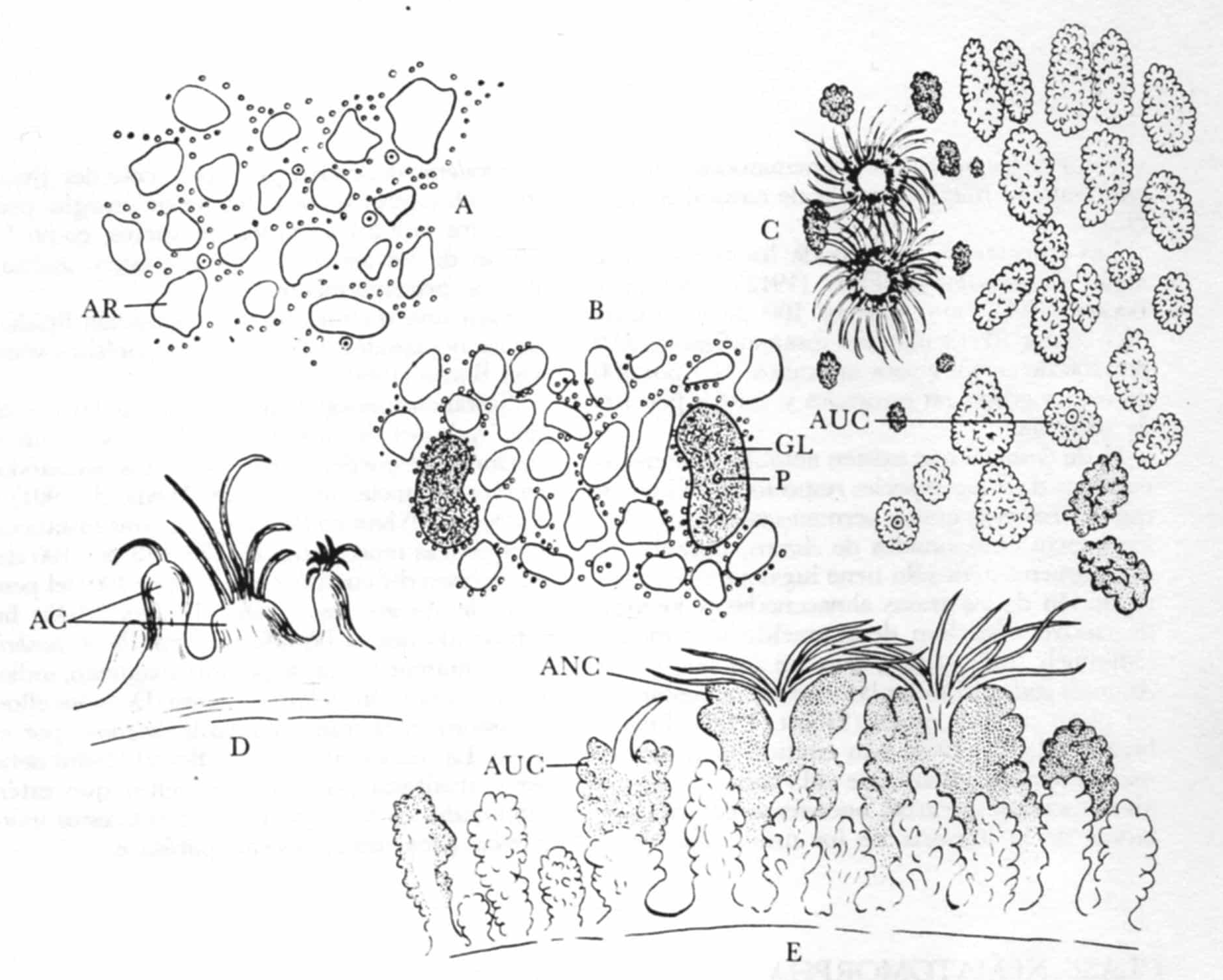


Fig. 16.2. Areolas y otras estructuras de la superficie de los nematomorfos. A. Vista superficial de las areolas de *Gordionus*. (Copiado de Heinze, 1937.) **B.** Vista superficial de las areolas de *Parachordodes*. (Copiado de Heinze, 1937.) **C.** Vista superficial de las areolas de *Chordodes*. (Copiado de Camerano, 1897.) **D.** Vista lateral de areolas de nematomorfo con una o más cerdas. (Copiado de Müller, 1927.) **E.** Vista lateral de las areolas de *Chordodes*. (Copiado de Camerano, 1897.) AR, areola; ANC, areola con numerosas cerdas; AUC, areola con una sola cerda; AC, areolas con cerdas; GL, gran areola; P, poro de una gran areola.

un estrato interno con fibras estratificadas (Fig. 16.3). Las areolas surgen como engrosamientos de la capa homogénea externa.

2. Por debajo de la cutícula existe una capa epidérmica celular (o hipodermis) compuesta por una única capa de células epiteliales cúbicas o columnares. En los miembros del orden Nectonematoidea hay una capa de gránulos pigmentados situada entre la cutícula y la epidermis. En muchos nematomorfos, la epidermis es más gruesa a lo largo de la línea media ventral del cuerpo, formando el cordón ventral. Sin embargo, en Nectonematoidea hay dos franjas gruesas: el cordón medio ventral y el cordón medio dorsal.
3. Por debajo de la epidermis se encuentra la musculatura de la pared del cuerpo. Estos músculos, al igual que los de los nematodos, están todos orientados longitudinalmente. Es más, en todos los nematomorfos, salvo los miembros de Nectonematoidea, estos músculos son similares a los de los acantocéfalos, ya que la porción estriada de las fibras contráctiles rodea a la porción citoplasmática (Fig. 16.4). En *Nectonema*, los músculos se asemejan a los de los nematodos en que tienen una porción fibrilar adelgazada y una porción citoplasmática ancha en cada fibra (Fig. 16.4).

Aparato digestivo. El aparato digestivo se encuentra a lo largo de la parte media del cuerpo (Fig. 16.5). La boca se abre en el casquete y se

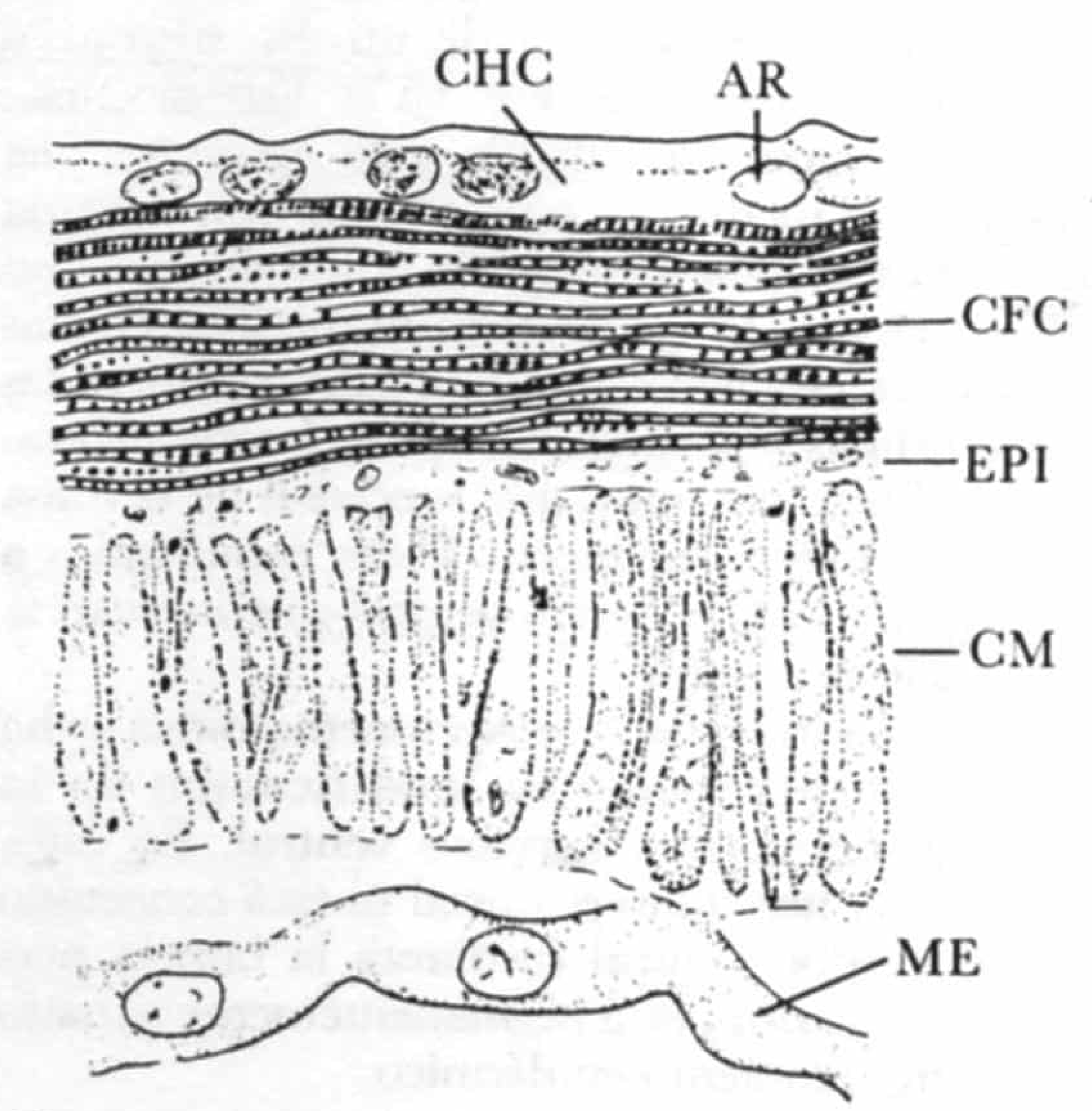


Fig. 16.3. Corte transversal de la pared del cuerpo de *Paragordius.* AR, areola; EPI, epidermis; CFC, capa fibrilar de la cutícula; CHC, capa homogénea de la cutícula; ME, mesénquima; CM, capa muscular. (Copiado de Montgomery, 1903.)

continúa mediante una estrecha faringe que contiene un cordón de células. Esta faringe no funcional conduce a una masa celular que, probablemente, representa un bulbo faríngeo. Posteriormente dispuesto a este bulbo se localiza un intestino hueco que está revestido de células epiteliales. Se ha aventurado que, puesto que este intestino no interviene en la función digestiva, probablemente desempeña una función excretora.

Posteriormente, los conductos genitales desembocan en el intestino. Inmediatamente después de la unión de estos conductos con el intestino, el tubo se ensancha, formando la cloaca, que se halla revestida de cutícula.

El aparato digestivo descrito es válido para la mayoría de los nematomorfos. En Nectonematoidea, sin embargo, el aparato digestivo difiere un poco. En estos gusanos, la boca se abre a un tubo cuticularizado hueco, la faringe, que a su vez se comunica con un largo intestino, compuesto por dos a cuatro grandes células que constituyen la pared (Fig. 16.5). Estas células pueden ser individuales o sincitiales. El intestino de los nectonematoideos no se extiende hasta la cloaca; al contrario, se hace compacto y desaparece. La cloaca en estos gusanos forma parte del aparato reproductor.

El espacio comprendido entre la pared del cuerpo y el aparato digestivo es el pseudocele. En muchos nematomorfos este espacio está empaquetado con células mesenquimáticas (parenquimáticas), por lo que, en realidad, queda muy poco espacio libre. En Nectonematoidea, sin embargo, el pseudocele es diáfano y se extiende desde un extremo a otro del animal con un septo de separación que delimita una pequeña cámara en el área anterior donde se encuentra la masa cerebral o cerebro.

Sistema nervioso. En el interior del pseudocele de los nematomorfos se alojan los sistemas nervioso y reproductor. El sistema nervioso de estos gusanos lo ha estudiado, sobre todo, Montgomery (1903). Consiste en una gran masa cerebral anteroventral que yace en el interior del casquete. Dentro de esta masa de ganglios pueden diferenciarse dos tipos de células: las células nerviosas gigantes y las células nerviosas pequeñas. El nervio principal del cuerpo es el ventral, que discurre dentro del cordón epidérmico ventral en las especies nectonematoideas y dorsalmente al cordón ventral en los restantes nematomorfos. En el último caso, el nervio principal se conecta al espesamiento epidérmico mediante una fina lamela nerviosa.

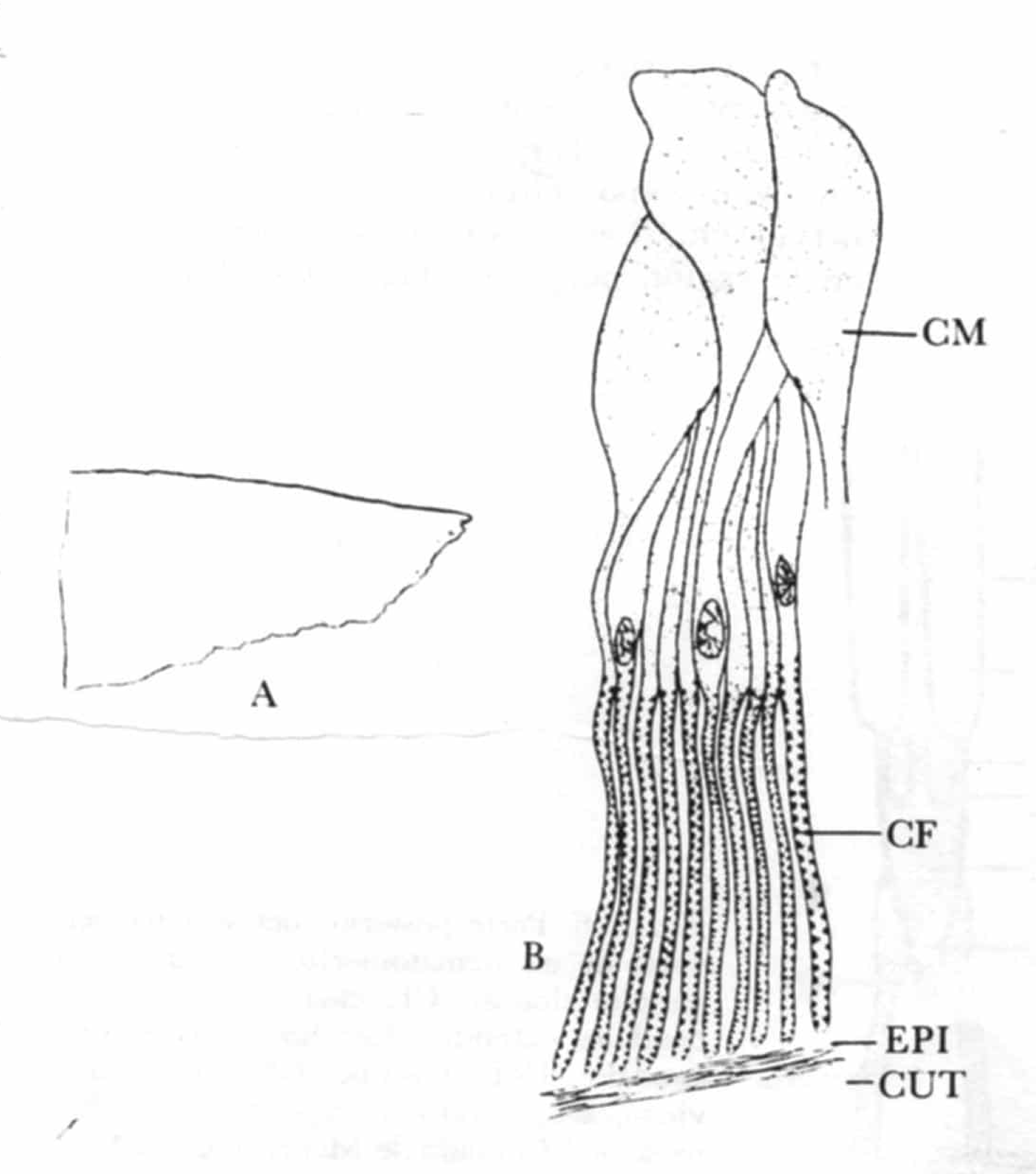
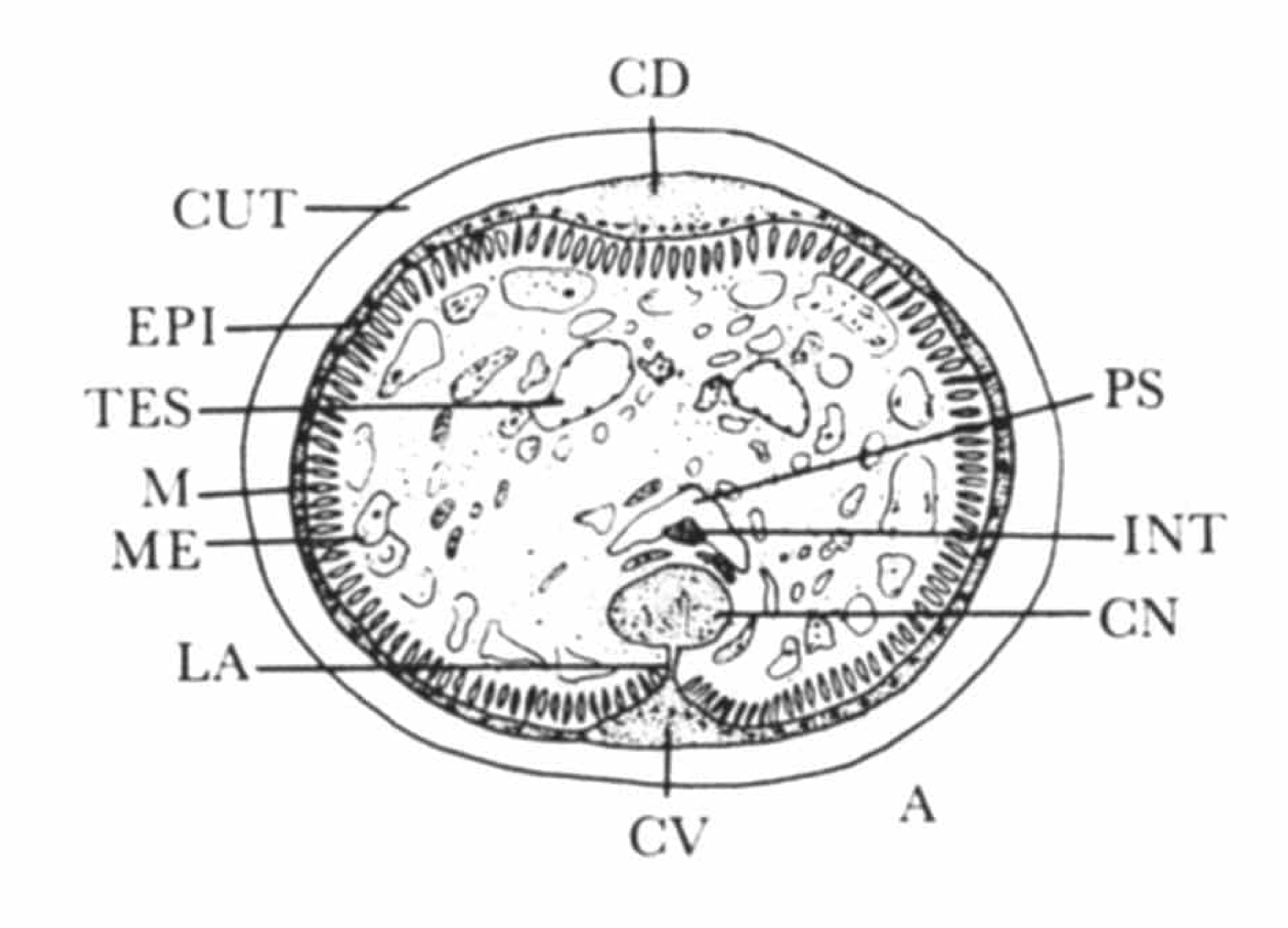


Fig. 16.4. Músculos de los nematomorfos. A. Sección de una fibra muscular. **B.** Células musculares de *Nectonema.* CM, porción citoplasmática de la célula muscular; CUT, cutícula; EPI, epidermis; CF, capa fibrilar de la cutícula. (Copiado de Rauther, 1914.)



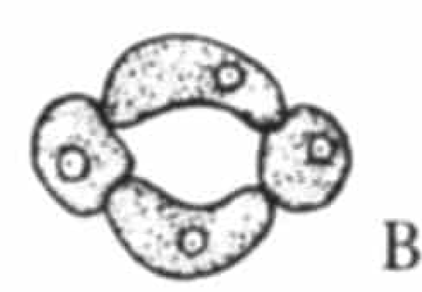


Fig. 16.5. Morfología de un nematomorfo. A. Corte transversal de *Paragordius*. (Copiado de Hyman, 1951.) **B.** Corte transversal del intestino de *Nectonema*. (Copiado de Bürger, 1891.) CUT, cutícula; CD, cordón dorsal; EPI, epidermis; INT, intestino; LA, lamela que conecta el cordón nervioso con el cordón ventral; M, capa muscular; ME, mesénquima; CN, cordón nervioso; PS, pseudocele que rodea al intestino; TES, testículos; CV, cordón ventral.

Hacia el extremo anterior del nervio ventral, el único cordón existente se bifurca en tres ramas que penetran en la masa cerebral. Se supone que finalizan como células nerviosas gigantes. El nervio ventral se une a un grueso ganglio cloacal en la región posterior (Fig. 16.6). Las fibras nerviosas que proceden de este ganglio inervan las estructuras reproductoras externas.

En *Paragordius*, Montgomery (1903) ha constatado la existencia de un ojo primitivo situado en el casquete (Fig. 16.7). Este ojo tiene forma de saco. La cutícula y la epidermis del casquete se modifican para formar una delgada lente. El saco está lleno de un fluido similar a un gel en el que se encuentran numerosas células fusiformes pequeñas, que han sido consideradas como células retinianas. El ojo está muy inervado por fibras nerviosas que proceden de la masa cerebral. Existen pequeñas fibras ramificadas a lo largo de todo el nervio ventral que inervan la superficie del cuerpo.

Entre los miembros de Nectonematoidea se ha detectado una pequeña modificación de la posición del cordón nervioso ventral. En estos gusanos, el nervio no es dorsal ni está conectado con el cordón ventral mediante la lamela nerviosa; por contra, está permanentemente situado en el engrosamiento epidérmico.

Sistema reproductor. Todos los nematomorfos son dioicos. Las gónadas están situadas en el pseudocele, rodeadas por el mesénquima. En los machos existen dos alargados testículos cilíndricos, situados el uno al lado del otro a lo largo del cuerpo (Fig. 16.8). En ciertas especies, el segmento posterior de cada testículo está levemente abultado y recibe el nombre de vesícula seminal. Cada testículo desemboca independientemente en la cloaca por medio de un conducto espermático.

En las hembras jóvenes, los ovarios son difíciles de distinguir de los testículos, ya que tienen

Fig. 16.6. Parte posterior del sistema nervioso de un nematomorfo. AN, ano; GC, ganglio cloacal; CL, cloaca; NC, nervios caudales extendiéndose hacia los lóbulos caudales; INT, intestino; CN, cordón nervioso; CE, conducto espermático; TES, testículo. (Copiado de Montgomery, 1903.)

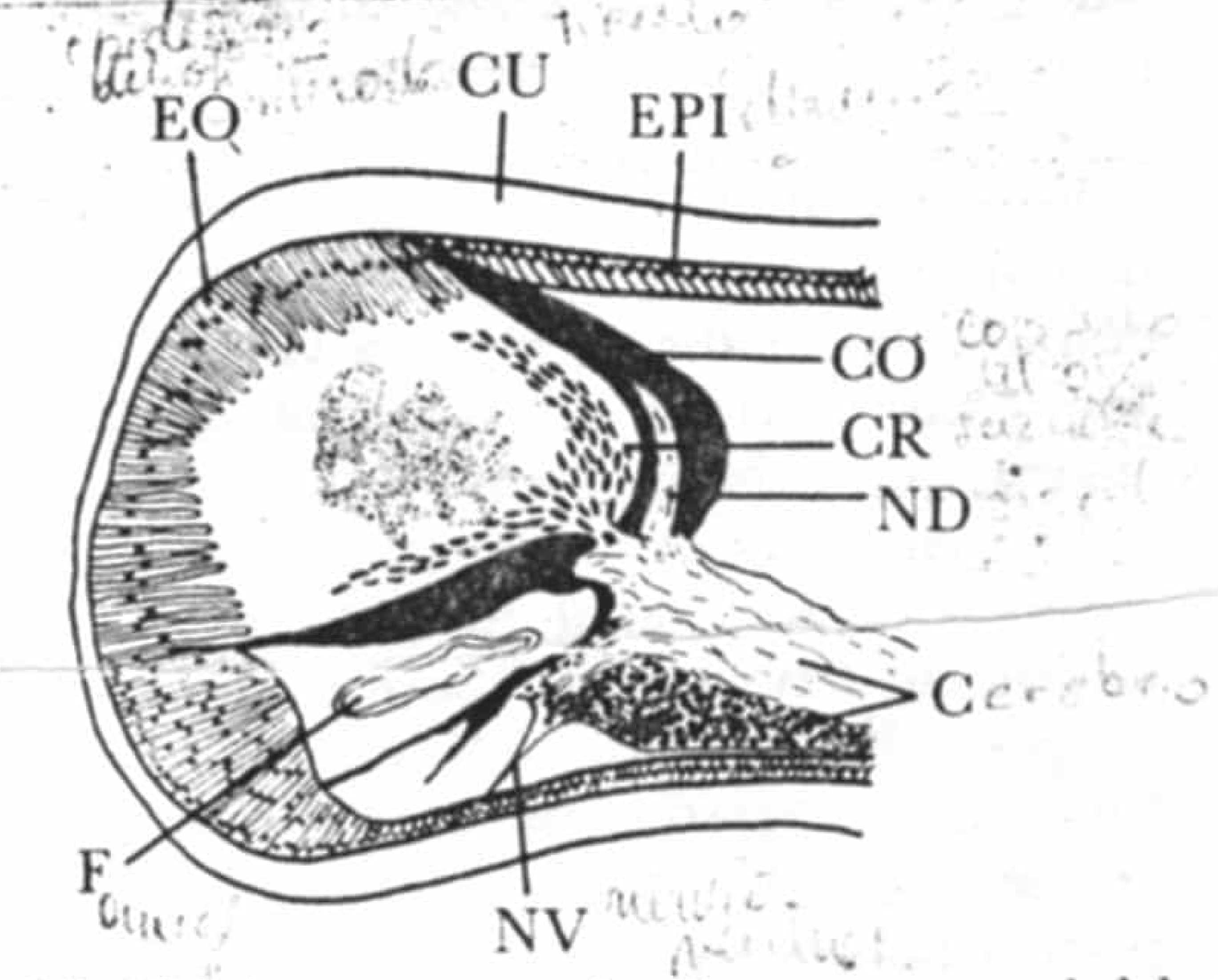


Fig. 16.7. Ojo de nematomorfo. Corte transversal del extremo anterior de *Paragordius* en que aparecen el ojo y estructuras conexas. C, cerebro; CO, cápsula del ojo; CU, cutícula; ND, nervio dorsal; EO, epidermis del ojo alterada; EPI, epidermis; F, faringe; CR, supuestas células retinianas; NV, nervio ventral. (Copiado de Montgomery, 1903.)

también forma de dos tubos cilíndricos y alargados que se disponen longitudinalmente en el cuerpo. Sin embargo, en los especímenes maduros hay una serie de 3000 a 4000 divertículos que se extienden desde cada ovario hasta el pseudocele (Fig. 16.8). Se ha comprobado que los huevos maduran en estos divertículos ramificados antes de ser expulsados hacia el tubo principal. El segmento posterior de cada ovario recibe el nombre de útero y disminuye de diámetro, en sentido caudal, para transformarse en el oviducto. Los dos oviductos penetran en el antro independientemente.

La cámara del antro está revestida de epitelio glandular. Este antro puede considerarse como la porción anterior de la cloaca, pero difiere de ésta en que el revestimiento de la cloaca es cutícula. procedente también del antro glandular, existe un delgado receptáculo seminal que se dirige anteriormente. La cloaca, al igual que en los machos, comunica con el exterior mediante la apertura cloacal, situada en medio de los lóbulos caudales. La histología de las distintas partes del aparato genital de los nematomorfos precisa una clarificación.

Los aparatos reproductores descritos son representativos de todos los nematomorfos, excepción hecha de los nectonematoideos, ya que los órganos genitales de estos gusanos no se han estudiado por completo. Feyel (1936) ha informado que los machos juveniles de nectonematoideos parásitos tienen un único testículo suspendido de un cordón epidérmico dorsal, que comunica con el exterior dorsalmente a través de un tubo (Fig. 16.9). En las hembras no existe un ovario compacto; al contrario, hay ovocitos individualizados que proceden de la diferenciación de células mesenquimáticas. Los ovocitos, en un principio, están adheridos a la epidermis, pero pronto se liberan y quedan dispersos en el pseudocele. Existe un tubo genital corto en el extremo posterior del gusano, a través del cual los huevos salen al exterior. Se considera que este tubo es un vestigio de la cloaca.

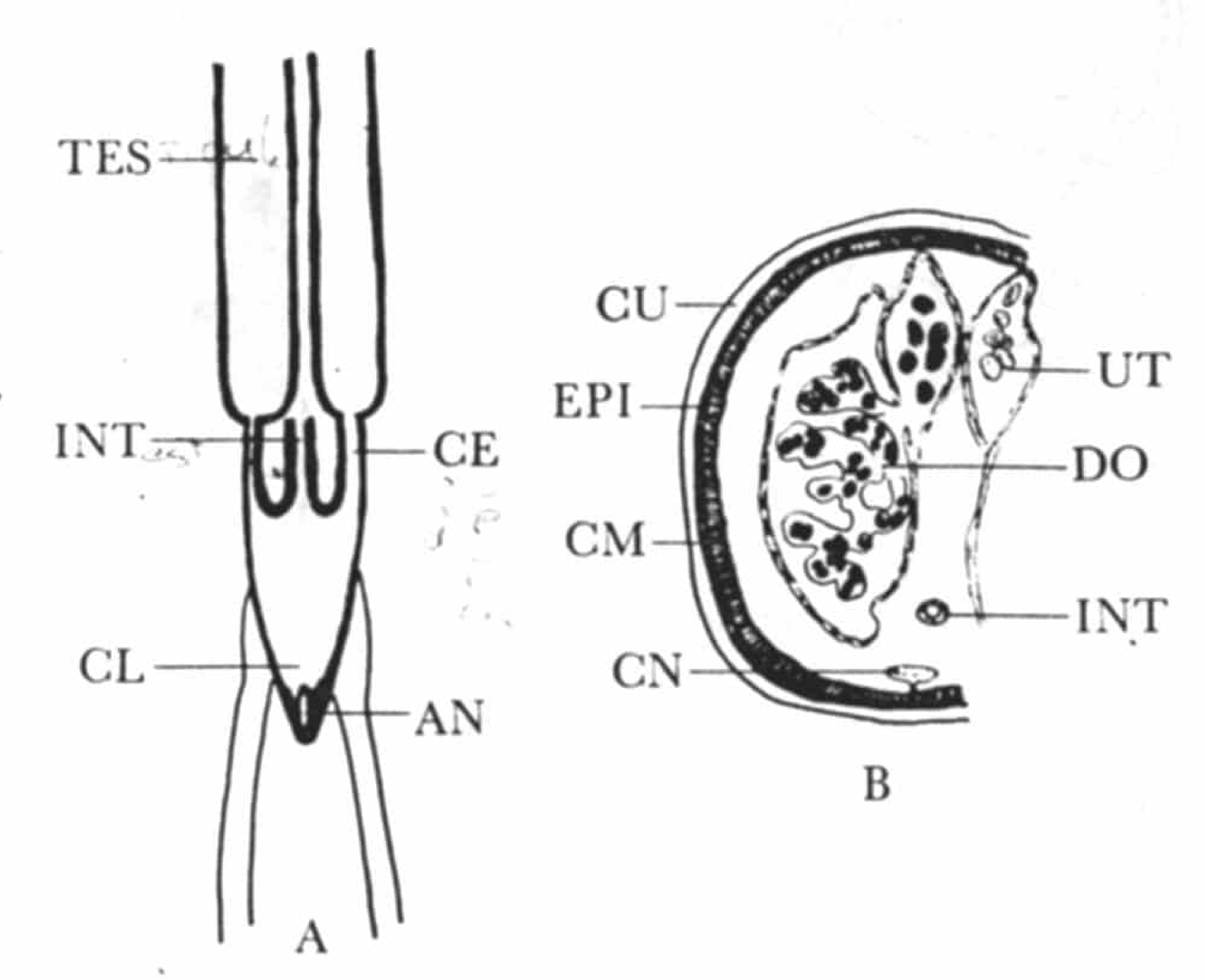


Fig. 16.8. Sistema reproductor de los nematomorfos. **A.** Disposición de los testículos en los nematomorfos. (Modificado de Montgomery, 1903.) **B.** Corte transversal del aparato reproductor femenino de la hembra de *Paragordius* que muestra los divertículos laterales de los ovarios. (Modificado de Montgomery, 1903.) AN, ano; CL, cloaca; CU, cutícula; EPI, epidermis; INT, intestino; CM, capa muscular; CN, cordón nervioso; DO, divertículos del ovario; CE, conducto espermático; TES, testículos; UT, útero.

MODELO DE CICLO VITAL

Los nematomorfos ofrecen un gran interés a los parasitólogos por su estrecha relación con los nematodos y, principalmente, porque las primeras fases de su desarrollo —esto es, los estados larvarios— transcurren como parásitas de invertebrados. Estos gusanos se encuentran durante la mayor parte de su desarrollo en el interior de artrópodos hospedadores terrestres y de agua dulce, al menos entre los miembros del orden Gordioidea. Algunos miembros del pequeño orden Nectonematoidea son pelágicos en los océanos y sus larvas parasitan cangrejos, ermitaños o no. Cuando abandonan a sus hospedadores, son idénticos al adulto, excepto en que no son sexualmente maduros, aunque pronto alcanzan esta madurez. Parece que existe una preferencia estacional para la salida, ya que muchas especies alcanzan la libertad en los últimos meses de la primavera o en el verano. La madurez sexual se alcanza inmediatamente y a continuación tiene lugar la cópula.

Durante la cópula, el macho enrolla su extremo posterior alrededor del extremo posterior de la hembra y los espermatozoos son transportados

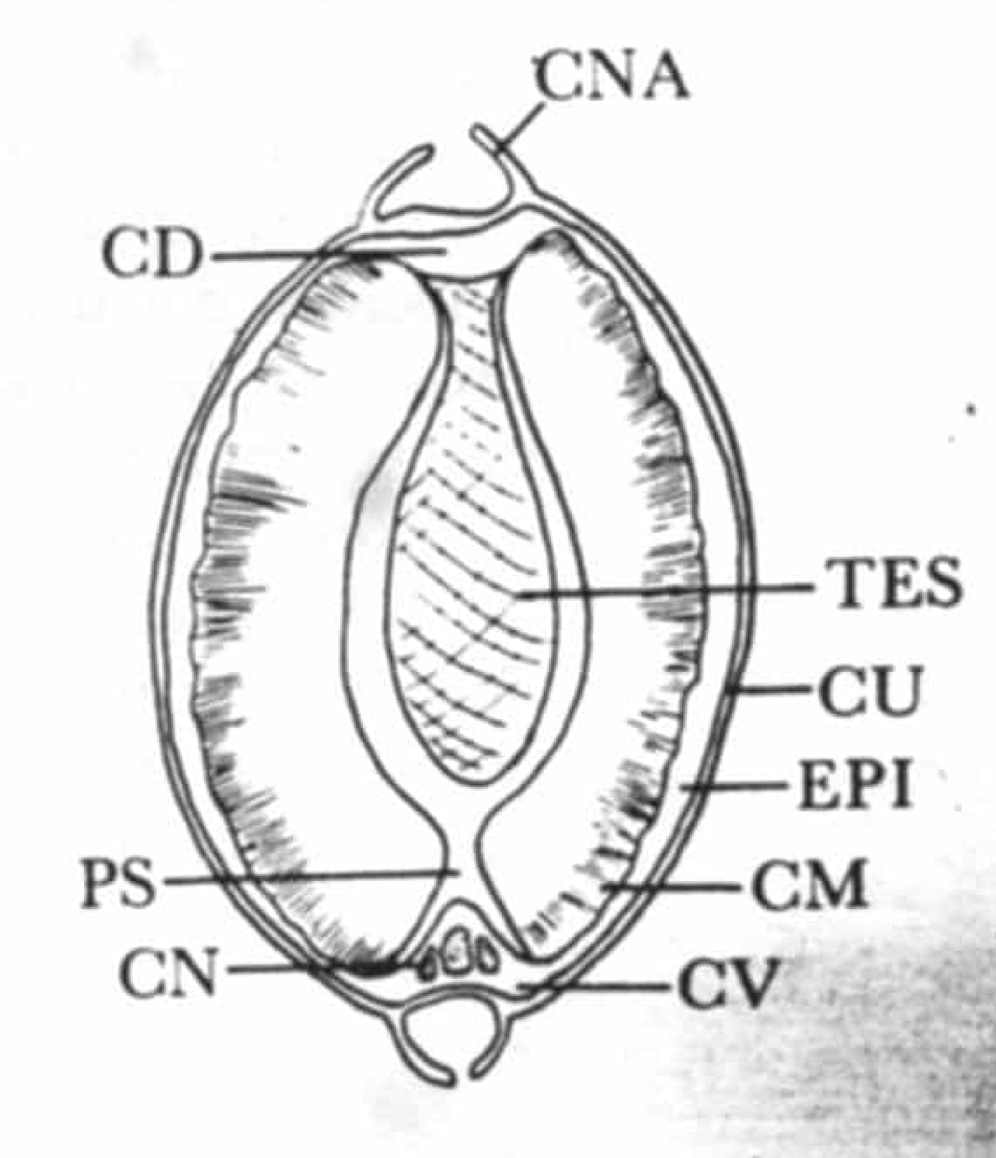


Fig. 16.9. Testículo de nectonematoideo juvenil. Corte transversal del macho juvenil de *Nectonema* que muestra el testículo suspendido del cordón epidérmico dorsal. CU, cutícula; CD, cordón dorsal; EPI, epidermis; CM, capa muscular; CNA, cerdas natatorias; CN, cordón nervioso; PS, pseudocele; TES, testículo; CV, cordón ventral.



Fig. 16.10. Ristra de huevos de nematomorfo. (Copiado de Müller, 1927.)

desde la apertura cloacal del macho hasta la de la hembra (Fig. 16.1). Los espermatozoos ascienden desde la cloaca y quedan depositados en el receptáculo seminal. Los óvulos, al atravesar el antro glandular, son fecundados y los huevos salen al exterior en tiras formadas, probablemente, con las secreciones del antro (Fig. 16.10). Cada hembra puede depositar más de un millón de huevos, lo que representa un enorme potencial biótico. Es interesante el hecho de que la salida de los adultos de los hospedadores tenga lugar siempre cerca de masas de agua, como lagos, estanques y corrientes; mientras que los machos son capaces de nadar, las hembras se localizan en las orillas.

Las larvas penetran en el artrópodo hospedador mediante la ingestión de las formas enquistadas en algunas especies, o directamente en otras. La capacidad de penetración de ciertas especies se muestra por la existencia de estiletes (Fig. 16.11). Dorier (1925, 1930) ha establecido que *Gordius aquaticus* utiliza el estilcte. Las larvas de esta especie, después de la eclosión del huevo, segregan una sustancia mucosa con la que forman un quiste a su alrededor. Se cree que esta sustancia mucosa la segregan ciertas glándulas localizadas en la porción anterior del intestino. En el caso de *Chordodes japonensis*, Inoue (1958, 1960) ha comunicado que las larvas abandonan los huevos incubados experimentalmente a 23° ± 3°C en unos treinta días. Estas larvas no se enquistan, ni penetran activamente, sino que son ingeridas por las de *Culex* y *Chironomus* o por ninfas de *Cloeon*. Parece que las larvas de los nematomorfos, enquistadas o no, pueden alcanzar a sus hospedadores, entre los que se encuentran saltamontes, grillos, escarabajos, cucarachas, ciempiés, milpiés y otros, sólo cuando éstos se desplazan a sus proximidades o si se encuentran en el agua.

Dentro del artrópodo hospedador, las larvas se sitúan en la cavidad corporal, donde, gradualmente, se transforman en juveniles. La transformación no incluye metamorfosis drásticas, sino un fortalecimiento gradual de las estructuras larvarias, como la cutícula y los músculos del cuerpo. Durante este período del desarrollo ciertas estructuras larvarias, como son los garfios, estiletes y músculos asociados, degeneran y desaparecen gradualmente. Al tiempo que desaparecen unas estructuras larvarias y prosigue el desarrollo de otras, aparecen en el juvenil estructuras adicionales como la masa cerebral, el nervio ventral y los órganos reproductores, continuando su desarrollo.

En el caso de *Chordodes japonensis*, Inoue ha comunicado que cuando las larvas son ingeridas por el insecto hospedador, penetran a través de la pared intestinal y se enquistan en el celoma al cabo de dos o tres días. Se ignora por qué se enquistan las larvas de este nematomorfo. Es posible que las tres especies de las larvas de insectos utilizadas como hospedadores experimentales fueran hospedadores no naturales, y la pared del quiste actúe protegiendo a los parásitos inmaduros de los mecanismos de defensa del hospedador. por otra parte, la pared del quiste puede ser formada por el hospedador y servir de barrera ante la invasión de los parásitos.

El período de desarrollo dentro del hospedador varía según las especies. May (1919) ha informado que en *Paragordius* y *Gordius* la fase parásita dura desde algunas semanas a varios meses.

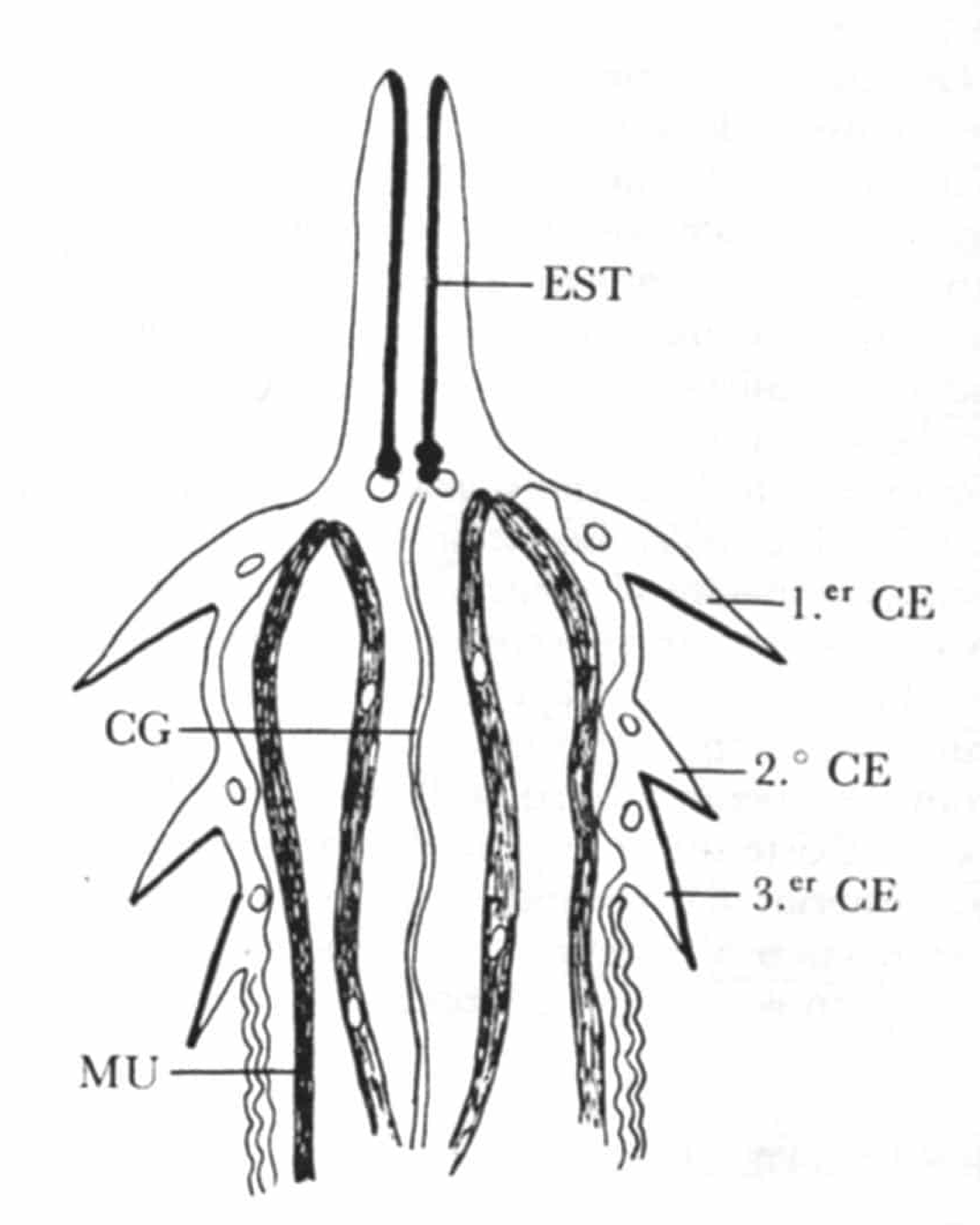


Fig. 16.11. Estilete larvario. Extremo anterior de la larva de *Paragordius* con la probóscide armada con un estilete. 1.er CE, primer círculo de espinas; 2.° CE, segundo círculo de espinas; 3.er CE, tercer círculo de espinas; CG, conducto glandular; MU, músculo; EST, estilete. (Copiado de Montgomery, 1904.)